BIOMATEMÁTICA ***16*** *(2006), 107-116* *ISSN 1679-365X*
Uma Publicação do Grupo de Biomatemática IMECC – UNICAMP

Mudança na natureza da interação entre duas espécies

Moiseis S. Cecconello[1], Rodney C. Bassanezi[2]
DMA, IMECC – UNICAMP, 13.083-859, Campinas/SP.

Resumo. Neste artigo, discutimos a situação onde a natureza da interação entre duas espécies pode depender da densidade populacional de ambas as espécies. Além disso, apresentamos um modelo determinístico e desenvolvemos um modelo p-fuzzy para interações em que em baixas densidades populacionais a interação se comporta como mutualismo e torna-se de competitiva em altas densidades populacionais.

Palavras-chave: *interação entre espécies; interação condicional; sistemas p-fuzzy; conjuntos fuzzy.*

1. Introdução

A interação entre duas espécies de uma comunidade, em geral, provoca alterações na dinâmica populacional de ambas as espécies, que pode ser prejudicial ou benéfica para uma das espécies ou para ambas. As principais formas de interação são: competição, presa-predador e mutualismo.

Para cada uma destas interações, um grande número de modelos estão disponíveis na literatura da área, cada um dos quais com hipóteses que os tornam distintos (ver: Edelstein-Keshet, 1988; Murray, 1989). Em geral, na formulação destes modelos, os parâmetros que definem a natureza da interação são considerados constantes, ou seja, os modelos são aplicados em situações onde o tipo de interação não é alterado.

Situações onde a natureza da interação depende da densidade populacional de ambas as espécies ou mesmo das condições ambientais têm sido reportadas

[1]moiscecc@ime.unicamp.br
[2]rodney@ime.unicamp.br

recentemente. Estes casos são denomidados na literatura de *interação condicional* (Hernandez e Barradas, 2003). Como exemplo, temos a interação entre pulgões e algumas espécies de formigas. As formigas são beneficiadas com a presença de pulgões pois estes secretam uma substância rica em açucar e aminoácidos (honeydew). Por outro lado, os pulgões também são beneficiados com a interação, já que as formigas oferecem proteção contra predação. No entanto, pesquisas de campo e laboratório têm mostrado que o benefício da interação depende da densidade populacional das duas populações: quando a densidade populacional de formigas é baixa o benefício para as mesmas é alta; porém, quando a densidade populacional é alta, os benefícios são pequenos, podendo até mesmo, a interação tornar-se prejudicial (Cushman e Addicott, 1991). As condições ambientais, como a baixa densidade de predadores e a qualidade da substância secretadas, também podem influênciar na interação.

A mudança de papéis em uma interação presa–predador também tem sido verificado na natureza, como por exemplo, na interação entre algumas espécies de moluscos e lagostas em ilhas ao sul do continente africano (Barkai e McQuaid, 1988).

Neste trabalho, apresentamos um modelo de interação entre duas espécies proposto por M-J. Hernandez onde é assumido que o coeficiente de interação α_{ij} é função das densidades populacionais das duas espécies. Além disso, devido à subjetividade envolvida na determinação dos parâmetros do modelo, propomos uma modelagem com uso da teoria dos conjuntos fuzzy: sistemas p-fuzzy.

Sistemas p-fuzzy são sistemas dinâmicos da forma

$$\begin{cases} x_{k+1} = f(x_k) \\ x_o \in \mathbb{R}^n, \text{ dado} \end{cases} \tag{1.1}$$

onde $f(x_k)$ é quase linear, isto é, $f(x) = x + \Delta(x)$, $\Delta(x_k) \in \mathbb{R}^n$. $\Delta(x_k)$ é obtido pela defuzzificação da saída de um controlador fuzzy do tipo Mamdani.

Os sistemas p-fuzzy são basicamente constituídos de *variáveis linguísticas* de entrada e saída e um *controlador fuzzy* conforme figura 1 (Cecconello, 2006).

Variáveis linguísticas são variáveis de estado que, quantitativamente, são expressas por conjuntos fuzzy; tais estados são denomidados *termos linguisticos.* Um *controlador fuzzy* é uma estrutura constituída basicamente por um *fuzzificador*,

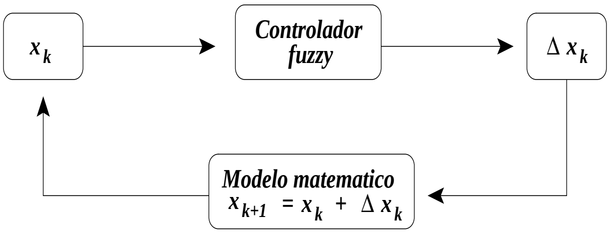

Figura 1: Estrutura de funcionamento de um sistema p-fuzzy

uma *base de regras*, um *método de inferência* e um *defuzzificador*. No *fuzzificador* cada entrada do sistema é transformada em um conjunto fuzzy, ou seja, se $x_o \in \mathbb{R}^n$ é uma entrada do sistema, o fuzzificador associa a esta entrada uma função de pertinência $\mu_{x_o}(a)$. A *base de regras* é um conjunto formado por regras fuzzy que relacionam os termos linguísticos das variáveis de entrada e saída; é na definição da base de regras que as informações do fenômeno em estudo são utilizadas. Para cada estado definido pelos termos linguísticos da variável de entrada, é definido uma regra. Sendo assim, quanto mais termos linguísticos mais informações são incorporadas na modelagem. O *método de inferência* é o mecanismo pelo qual as informações subjetivas, definidas pela base de regras, são avaliadas matematicamente; o método de inferência utilizado neste trabalho é conhecido como método de inferência de Mamdani ou método MAX-MIN. O papel do *defuzzificador* é converter cada conclusão obtida pelo método de inferência em um número real que melhor representa a ação a ser tomada; o método de defuzzificação que usaremos neste artigo será o centro de massa (Cecconello, 2006).

Devido à complexidade inerente aos fenômenos biológicos, as variáveis de estado e a relação entre estas variáveis são, em geral, somente parcialmente conhecidas. Neste caso, o uso da teoria dos conjuntos fuzzy, através dos sistemas p-fuzzy, tem se mostrado uma ferramenta importante na análise de tais fenômenos

A análise aqui apresentada será feita para o caso em que à baixa densidade a interação é benéfica e torna-se prejudicial quando a densidade populacional é alta.

2. Modelo determinístico (Hernandez e Barradas, 2003)

Consideremos a situação em que a interação entre as espécies é facultativa, isto é, ambas as espécies sobrevivem na falta da interação. Um modelo determinístico que representa esta suposição pode ser dado pelo sistema de equações de Volterra do tipo

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \Big(1 - \frac{x_i}{K_i} + \alpha_{ij}\frac{x_j}{K_i}\Big) \tag{2.2}$$

onde, para i e $j = 1, 2$, x_i, r_i e K_i são respectivamente a densidade populacional, a taxa intrínsica de crescimento e a capacidade suporte da espécie i; x_j denota a densidade populacional da espécie j.

A constante α_{ij} na equacão (2.2) é responsável pela forma da interação ocorrida entre as espécies. Observemos que a interação é considerada benéfica ou prejudicial para a espécie i quando, associada com a espécie j, o valor de equilíbrio x_i^* é, respectivamente, maior ou menor do que a capacidade suporte K_i. Neste caso, é fácil ver que se α_{ij} for positivo, então a interação é benéfica para espécie i; por outro lado, se α_{ij} for negativo então a interação é prejudicial.

No modelo proposto por M.-J. Hernandez (Hernandez, 1998) para a situação em que a forma com que duas espécies interagem pode depender de fatores ambientais e das densidades populacionais, a constante α_{ij} no equação (2.2) é susbstituida por uma função que representa as características da interação.

Vamos supor que em baixas densidade populacionais, ambas as espécies são beneficiadas pela interação, ou seja, a interação é de mutualismo. No entanto, quando as densidades populacionais de ambas as espécies são altas, a interação torna-se de competição. Neste caso, o coeficiente de interação α_{ij} não pode ser constante, mas sim uma função da densidade populacional da espécie j com valores positivos quando x_j é baixo e negativos quando x_j é alto.

Um modelo geral para α_{ij} que apresenta este comportamento é:

$$\alpha_{ij} = \frac{b_i x_j - x_j^2}{1 + c_i x_j^2}$$

com b_i e c_i constantes reais positivas.

Substituindo α_{ij} na equação (2.2), obtemos o sistema de interação entre duas espécies

$$\begin{cases} \dfrac{dx_1}{dt} = r_1 x_1 \left[1 - \dfrac{x_1}{K_1} + \left(\dfrac{b_1 x_2 - x_2^2}{1 + c_1 x_2^2} \right) \dfrac{x_2}{K_1} \right] \\ \\ \dfrac{dx_2}{dt} = r_2 x_2 \left[1 - \dfrac{x_2}{K_2} + \left(\dfrac{b_2 x_1 - x_1^2}{1 + c_2 x_1^2} \right) \dfrac{x_1}{K_2} \right], \end{cases} \tag{2.3}$$

em que para baixas densidades a interação é do tipo mutualismo; para altas densidades, no entanto, a interação é do tipo competição.

Para analisar o sistema (2.3) quanto à estabilidade denotaremos por x_j^c o ponto de intersecção da isóclina $x_j'(t) = 0$ com o eixo x_i. Assim, as características do sistema quanto aos estados de equilíbrio podem ser:

1. Se ambos $K_i < x_j^c$ $(i, j = 1, 2)$, então o sistema apresenta ao menos um estado de equilíbrio assintoticamente estável onde as espécies coexistem, podendo ter mais um ou dois pares de estados instável-estável. Os pontos $(K_1, 0)$ e $(0, K_2)$ são instáveis;

2. Se algum $K_i > x_j^c$ $(i, j = 1, 2)$, então pode existir um par de estados de equilíbrio instável-estável, onde as espécies coexistem. O estado de equilíbrio, $(K_1, 0)$ ou $(0, K_2)$, onde $K_i > x_j^c$ é assintoticamente estável;

3. Se ambos $K_i > x_j^c$ $(i, j = 1, 2)$, então não há estado de equilíbrio estável onde as espécies coexistem. Ambos os estados de equilíbrio $(K_1, 0)$ e $(0, K_2)$ são assintoticamente estáveis.

Algumas observações importantes devem ser feitas sobre os parâmetros da função α_{ij}. Por exemplo, quanto maior for o valor de b_i, maior deve ser a densidade populacional de espécie j para que a interação seja prejudicial para a espécie i. É esperado, portanto, que se a interação é prejudicial para i em baixas densidades de j, o valor de b_i seja pequeno. Por outro lado, um aumento em c_i acarreta em diminuição no valor absoluto de a_{ij}. Portanto, para espécies onde a interação é menos sensível, é de se esperar que c_i seja alto. Como observamos, os parâmetros de α_{ij} alteram o modo de interação entre as espécies e, portanto, estes parâmetros são intrínsicos da interação.

A convergência da solução do sistema (2.3) para os estados de equilíbrio, depende das densidades populacionais das espécies i e j. No caso de haver dois estados de equilíbrio estáveis, as espécies podem coexistir em mutualismo, presa-predador ou ambas as interações.

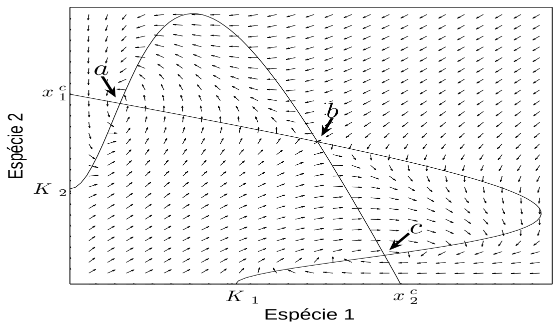

Figura 2: Campo vetorial do sistema (2.3).

Na figura 2, temos o campo vetorial e as isóclinas determinadas pelas equações do sistema (2.3). Para os estados de equilíbrio deste caso, valem as análises feitas no ítem 1 anteriormente. Podemos observar que nos pontos de equilíbrio assintoticamente estáveis **a** e **c** , as espécies coexistem interagindo sob a forma de presa-predador. No entanto, dependendo das condições iniciais, a espécie que é predadora em um ponto de equilíbrio, como por exemplo a espécie 2 em **a**, é a presa no outro (ponto **c**). O estado de equilíbrio **b** é um ponto de sela.

3. Modelo p-fuzzy

Como observamos anteriormente, os parâmetros b_i e c_i que definem a função α_{ij} são intrínsicos da interação. A constante b_i da função de interação, é responsável por determinar a partir de qual densidade populacional da espécie j, a interação sofre alteração, isto é, quando a interação deixa de ser benéfica e passa a trazer prjuízos para a espécie i. Assim, a estimativa sobre o valor de b_i depende de informações precisas sobre a interação entre as duas espécies.

A exigência de informações precisas em interações entre espécies nem sempre pode ser atendida, dificultando assim as análises por meios de equações derterminísticas. Para análise de situações onde as informações são somente parcialmente conhecidas, a modelagem que incorpora informações subjetivas pode ser de grande valia como ferramenta.

Claramente, as informações aqui supostas sobre mudanças na forma da interação entre duas espécies são somente parcialmente conhecidas e carregadas de subjetividades. Isto torna a modelagem por meios de sistemas p-fuzzy um instrumento importante para análise de comportamento de uma interação densidade-dependente.

Na modelagem por sistema p-fuzzy feita aqui, vamos considerar que os estados subjetivos (termos linguísticos) assumidos pela variável linguística *população da espécie* i sejam dados pelo conjunto T_p ={*baixa, média baixa, média alta, alta*} e para a variável linguistica *variação da população*, T_{Δ_p} ={*alta negativa, média alta negativa, média baixa negativa, baixa negativa, baixa positiva, média baixa positiva, média alta positiva, alta positiva*}. O conjunto fuzzy para cada um destes termos linguísticos que usamos estão representados nas figuras 3 e 4, onde as abreviações são evidentes.

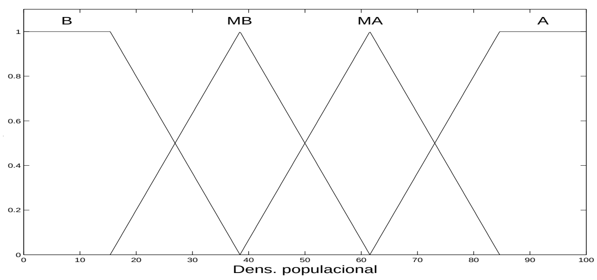

Figura 3: Termos linguísticos da variável de entrada *população da espécie* i.

As informações que usaremos para determinar a relação entre variáveis linguísticas são as mesmas usadas na formulação determinística, ou seja, em baixas densidades populacionais, a interação se comporta como mutualismo; porém, quando a densidade populacional é alta, a interação torna-se competitiva. Além disso, o fato de estarmos supondo que a interação é facultativa para ambas as espécies, sugere-nos que exista uma capacidade suporte para a densidade populacional de cada espécie, ou seja, mesmo ausente da interação o crescimento populacional das

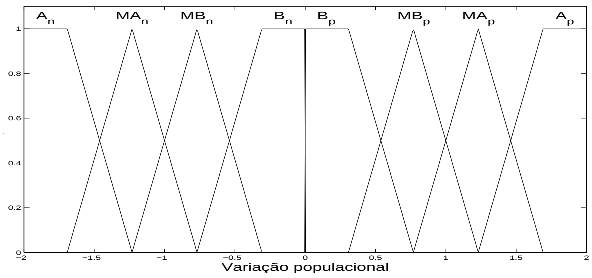

Figura 4: Termos linguísticos da variável de saída *variação da população.*

espécies é inibido.

A base de regras contendo as suposições acima pode ser sintetizada na tabela 1.

Tabela 1: Base de regras para interação densidade-dependente. Cada par ordenado representa a saída da regra associada: (espécie 1, espécie 2).

	B	MB	MA	A
B	(MB_p, MB_p)	(B_p, A_p)	(B_n, B_p)	(MB_n, B_n)
MB	(MA_p, B_p)	(MA_p, MB_p)	(MA_p, B_n)	(B_p, MB_n)
MA	(B_p, B_n)	(B_n, MA_p)	(MA_n, MA_n)	(MA_n, A_n)
A	(B_n, MB_n)	(MB_m, B_p)	(MA_n, A_n)	(A_n, A_n)

Os estados de equilíbrio de um sistema p-fuzzy bidimensional podem ser determinado através de um algoritmo baseado na base de regras da tabela 1 (ver: Cecconello, 2006). O sistema p-fuzzy associado á base de regras da tabela 1 admite três estados de equilíbrio não nulos que são: $\mathbf{a} = (19.62, 66.76)$, $\mathbf{b} = (48.07, 48.07)$ e $\mathbf{c} = (66.76, 19.62)$. A capacidade suporte de cada espécie isolada é $K_1 = K_2 = 50.02$.

A análise de estabilidade (ver: Silva, 2005) feita em cada um destes estados de equilíbrio nos mostra que **a** e **c** são assintoticamente estáveis enquanto **b** é um ponto de sela.

A base de regras da tabela 1 pode ser vista também como um campo variacional conforme figura 5. A convergência da solução do sistema p-fuzzy para um dos estados de equilíbrio depende somente da condição inicial. Nos estados de equilíbrio **a** e **c**, a coexistência das espécies ocorre em interação do tipo presa-predador. Como no modelo determinístico, aqui a espécie 1 é a presa e a espécie 2 é a predadora no estado de equilíbrio **a**, enquanto que em **c**, a espécie 1 é a predadora e a outra é a presa.

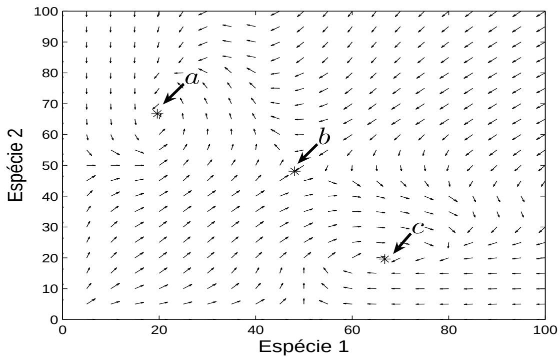

Figura 5: Campo variacional do sistema p-fuzzy com base de regras conforme tabela 1.

No modelo p-fuzzy, a sensibilidade da espécie com relação a interação é determinada pelo suporte dos termos linguísticos da variável de saída.

4. Conclusões

Observemos que tanto a modelagem subjetiva quanto a modelagem determinística discutidas aqui, apresentam resultados semelhantes embora, do ponto de vista matemático, os sistemas p-fuzzy sejam mais simples do que as equações diferenciais. Esta semelhança de fato é esperada já que são modelos que descrevem o mesmo fenômeno.

Como vimos, ambos os modelos apresentam estados de equilíbrio não nulos estáveis em que, dependendo das condições iniciais, a espécie predadora de um estado de equilíbrio é a presa no outro. Conforme comentamos na introdução, situações como esta têm sido verificadas na natureza.

Referências

Barkai, A. e McQuaid, C. (1988). Predator-prey role reversal in marine benthic ecosystem. *Science*, (242):62–64.

Cecconello, M. S. (2006). Modelagem alternativa para dinâmica populacional: Sistemas dinâmicos fuzzy. Dissertação de Mestrado, IMECC – UNICAMP, Campinas/SP.

Cushman, J. H. e Addicott, J. F. (1991). *Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualism.* Oxford University Press, Oxford.

Edelstein-Keshet, L. (1988). *Mathematical models in biology.* Random House.

Hernandez, M.-J. (1998). Dynamics of transitions between populatios interactions: a nolinear interaction α-function defined. *Proc. R. Soc. Lond.*, B(265):1433–1440.

Hernandez, M.-J. e Barradas, I. (2003). Variation in the outcome of populations interactions: bifurcations and catastrophes. *J. Math. Biol.*, (46):571–594.

Murray, J. M. (1989). *Mathematical Biology*, volume 19. Springer, 2 edition.

Silva, J. D. M. (2005). *Análise de estabilidade de sistemas dinâmicos* p-fuzzy *com aplicações em biomatemática.* Tese de Doutorado, IMECC – UNICAMP, Campinas/SP.